

N. Muñoz-Fambuena<sup>1</sup> C. Mesejo<sup>1</sup> D. J. Iglesias<sup>2</sup> C. Reig<sup>1</sup>  
 A. Martínez-Fuentes<sup>1</sup> M<sup>sc</sup>. González-Mas<sup>2</sup> E. Primo-Millo<sup>2</sup> M. Agustí<sup>1</sup>

# LA ALTERNANCIA DE COSECHAS EN LOS CÍTRICOS. CONTROL GENÉTICO Y TÉCNICAS PARA REDUCIRLA.

<sup>1</sup> Instituto Agroforestal Mediterráneo, Universitat Politècnica de València.

<sup>2</sup> Centro de Citricultura y Producción Vegetal, Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias.

## 1. El fruto inhibe la floración a través de un mecanismo genético

La producción alternante o *vecería* consiste en la tendencia de algunos árboles frutales a no florecer o hacerlo muy escasamente después de un año con una producción elevada. Como consecuencia de ello, a un año de elevada producción (año *on*) le sigue otro de escasa o nula cosecha (año *off*), y así sucesivamente.

La alternancia de cosechas es uno de los principales problemas de los cítricos, y de muchas especies frutales, en todo el mundo, y causa importantes perjuicios económicos. Así, en los años *on* los cítricos producen un gran número de frutos de pequeño tamaño y escaso valor comercial, mientras que en los años *off* los frutos son de gran tamaño y de piel gruesa y rugosa que provoca el rechazo del consumidor. El fenómeno de la alternancia ha sido estudiado extensamente y revisado en múltiples trabajos (Davies, 1957; Jonkers, 1979; Monselise y Goldschmidt, 1982; Agustí, 1980).

La intensidad de la alternancia en los cítricos depende marcadamente de la especie y la variedad. En algunos cultivares de naranjas y de mandarinas y sus híbridos cuyos frutos contienen semillas, es muy frecuente y puede llegar a anular la cosecha en los años *off*. Por el contrario, los pomelos y los limoneros, aun

teniendo semillas, sufren este fenómeno con menor intensidad, y las variedades de naranjas y mandarinas sin semillas producen cosechas regulares con un escaso grado de alternancia. En este último grupo, sin embargo, existen excepciones.

El hecho de que las variedades con semillas manifiesten más intensamente el fenómeno se ha relacionado con la mayor proporción de cuajado inicial que muestran. Como consecuencia de la fecundación, el mecanismo de autocontrol de la abscisión de frutitos recién cuajados se ve dificultado y el número de los que inician el desarrollo lineal aumenta en relación con las variedades partenocárpicas (Monselise y Goldschmidt, 1982). De este modo se explica que algunos cultivares sin semillas puedan alternar sus cosechas cuando ven climáticamente estimulado su cuajado inicial (Monselise *et al.*, 1981).

El papel del fruto en la inhibición de la floración siguiente se produce de modo exponencial. El nivel de cosecha que provoca una mayor inhibición de la floración depende de la variedad y de las condiciones de cultivo. Nuestros trabajos demuestran que este nivel se alcanza entre 70 y 90 kg árbol<sup>-1</sup> en el mandarino 'Moncada' y entre 100 y 120 kg árbol<sup>-1</sup> en el tanger 'Nadorcott' (Figura 1, pag. 326). En la primera la alternancia es del 100% cuando el árbol alcanza su máximo nivel productivo, alternando años de máxima producción y floración siguiente nula con años de producción nula y floración siguiente máxima (Figura 2, pag. 326).

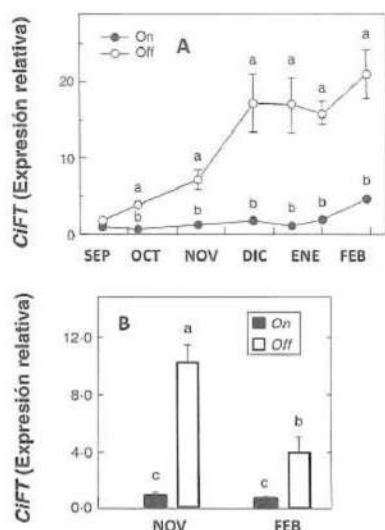
El fruto inhibe la floración a través de un mecanismo genético ya que interfiere, por una parte, en la expresión en la hojas, y en las yemas, del gen *FLOWERING LOCUS T (FT)*, responsable de la inducción floral en plantas leñosas y herbá-

ceas; por otra parte y como consecuencia de lo anterior, el fruto también interfiere en la expresión en las yemas de los genes *APETALA1 (CsAP1)* y *LEAFY (CsLFY)*, responsables de la diferenciación floral. En el mandarino 'Moncada', el momento a partir del cual esto sucede coincide con la época en la que el fruto alcanza su máximo tamaño y cambia de color (Figura 3, pag. 324; Muñoz-Fambuena *et al.*, 2011), como ya había sido demostrado en el pomelo 'Marsh' (Figura 4B, pag. 326; Betancourt *et al.*, 2008) y en el naranjo dulce 'Valencia' (Figura 4A, pag. 326; Martínez-Fuentes, *et al.*, 2010). Es en este momento cuando en las hojas de árboles *on* se reprime la expresión del gen *CiFT* mientras que en las hojas de árboles *off* el gen *CiFT* incrementa significativamente su expresión hasta diciembre-enero, coincidiendo con el final del período de inducción floral (Figura 3). La reducción de la expresión de los genes *CsAP1* y *CsLFY* se produce a partir de enero-febrero, es decir, cuando se inicia la diferenciación de las flores.

Esta acción del fruto inhibiendo la floración a partir del momento en que alcanza su máximo tamaño y cambia de color se ha relacionado con el papel de la giberelinas en la floración. En efecto, la aplicación de ácido giberélico (25 mg l<sup>-1</sup>) en el momento de inducción floral (Noviembre-Diciembre, ver Figura 3) inhibe parcialmente la floración en todas las especies y variedades de cítricos estudiadas (Monselise y Halevy, 1964; Guardiola *et al.*, 1982; García-Luis *et al.*, 1986). Es más, el cambio de color en el naranjo dulce se ha relacionado con una reducción de la concentración endógena de giberelinas en el flavedo (Gambetta *et al.*, 2012) cuyo flujo podría afectar a las yemas del brote que contiene al fruto impidiéndole su brotación y/o floración.

Sigue en pag. 324 ▶





**Figura 3.** Evolución de la expresión del gen *CiFT*, responsable de la inducción floral en los cítricos, en hojas (A) y yemas (B) de árboles *on* (> 80 kg árbol<sup>-1</sup>) y de árboles *off* (0 kg árbol<sup>-1</sup>) del mandarino 'Moncada'/citrango Carrizo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los 2 tipos de árboles (Fuente: Muñoz-Fambuena *et al.*, 2011; 2012b).

Finalmente, se ha demostrado una acción directa del ácido giberélico sobre la floración reprimiendo la expresión del gen *CiFT* (Muñoz-Fambuena *et al.*, 2012a), en congruencia con los resultados descritos más arriba. No obstante, existen dudas de si la acción de las giberelinas en el proceso es solo directa, como se acaba de describir, o también indirecta reduciendo la brotación. La posibilidad de este último efecto viene sugerida por algunas evidencias relevantes como que: 1) el ácido giberélico impide la brotación selectiva de yemas que dan lugar a inflorescencias (brotes multiflorales) (García-Luis *et al.*, 1986), 2) no existen diferencias en el número de flores por inflorescencia, con hojas o sin hojas, de árboles tratados y sin tratar, y 3) todos los tipos de brotes (con hojas, sin hojas, multiflorales, uniflorales y vegetativos) están presentes en los árboles tratados, pero en número inferior (Muñoz-Fambuena *et al.*, 2012a).

## 2. Influencia del aclareo manual en el control de la alternancia.

Dado que el fruto inicia su efecto inhibitorio sobre la inducción floral en el momento que alcanza su máximo tamaño, la realización de un aclareo manual

de árboles *on* en el mes de julio, esto es, 4 meses antes, podría reducir la alternancia de cosechas.

Los experimentos de Moss en Australia (Moss *et al.*, 1977) demostraron que la aplicación de Ethephon (200-350 mg l<sup>-1</sup>) en un año *on* consigue aclareos de fruto del orden del 40-70%, dependiendo de diferentes factores. Ello, sin embargo, solo provocó un descenso de la cosecha del 10%-30%, probablemente por efecto compensador del incremento en el peso individual de los frutos. Y, además, este descenso de la cosecha se vio compensado por un aumento de la misma al año siguiente, con lo que obtuvo un aumento medio para los dos años del ciclo del orden del 10%.

Sin embargo, en nuestros experimentos, la eliminación del 33% ó el 66% de los frutos de la mandarina 'Moncada' al inicio del verano no modificaron la cosecha, sino que ésta fue regular durante los dos años siguientes, promediando 50 kg árbol<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (Figura 5, pag. 326). En ambos tipos de árboles, la intensidad de floración del año siguiente fue baja (20 flores 100 nudos<sup>-1</sup> en promedio, sin diferir entre ambos tratamientos), pero se distribuyó principalmente en brotes con hojas (mixtos y campaneros), que permitieron un elevado porcentaje de cuajado. En el segundo año al de la eliminación de frutos, la intensidad de floración aumentó significativamente (80 flores 100 nudos<sup>-1</sup> en promedio) en ambos tratamientos, incrementando el número de frutos cuajados y, por tanto, de la cosecha (104 kg árbol<sup>-1</sup> en promedio) indistintamente del tratamiento. Es de destacar que a pesar de que la intensidad de floración se multiplicó por 4 la cosecha solo lo hizo por 2, consecuencia de la relación inversa existente entre la intensidad de floración y el porcentaje de flores que cuajan, frecuente en la mayoría de las variedades de cítricos (Agustí *et al.*, 1982; Guardiola *et al.*, 1984). Este nivel de cosecha inhibió por completo la floración siguiente (9 flores 100 nudos<sup>-1</sup>) y su cosecha, retomando, de este modo, en cuatro años, el ciclo natural de alternancia propio de la mandarina 'Moncada' que presentaban los árboles antes de la eliminación parcial, 33% y 66%, de los frutos. Los árboles control (sin eliminar frutos) y a los que se les eliminó el 100% de los frutos mostraron un comportamiento absolutamente

alternante, produciendo año sí (100 kg árbol<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) año no (0 kg árbol<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>).

Un aspecto de gran interés es la reducción significativa de la brotación vegetativa de otoño de los árboles *on*. Sobre ésta se sitúa en mayor medida la floración de la primavera; por ello, cuanto más intensa sea, mayor número de brotes y su longitud, esto es, mayor número de nudos, mayor será la brotación de primavera y, por tanto, la posibilidad de producir flores. Así, los árboles *on* de mandarina 'Moncada' mostraron, en nuestros experimentos, una intensidad de brotación de 6 brotes por 100 nudos, mientras que en los árboles *off* fue 3 veces mayor (17.5 brotes por 100 nudos). La eliminación parcial de frutos (33% y 66%) no incrementó significativamente la brotación de otoño en relación con los controles, lo cual indica que la inhibición de la floración no se puede atribuir, exclusivamente, a la reducción de la brotación de otoño.

## 3. Estímulo de la floración mediante técnicas de cultivo y tratamientos exógenos

### 3.1. El rayado de ramas

El rayado de ramas fue descrito como una técnica útil para aumentar la floración en los cítricos (Furr y Armstrong, 1956; Erner, 1988). En las condiciones de cultivo de la costa mediterránea española el rayado en verano (julio-agosto) se mostró eficaz para promover la floración de variedades con comportamiento alternante (Agustí *et al.*, 1992). La respuesta fue paralela al aumento de la brotación (Figura 6A), de un modo similar al descrito para su inhibición con aplicaciones de ácido giberélico.

En la mandarina Satsuma el rayado de ramas a finales de julio consiguió aumentar la floración en un 75%, de 20 a 35 flores por 100 nudos, con un incremento específico de las flores solitarias (de 10 a 25 flores por 100 nudos) y un descenso de los brotes vegetativos (de 15 a 9 brotes por 100 nudos), mientras que las flores campaneras no se modificaron en número (10 flores por 100 nudos).



En los cítricos, la relación entre el número de flores y la cosecha sigue una curva en dos fases, con un punto de saturación para 20 flores por 100 nudos (Agustí *et al.*, 1982; Becerra y Guardiola, 1984). Hasta éste la relación es positiva y a partir de él la cosecha es independiente del número de flores. Por tanto, en general, los cítricos pueden producir cosechas adecuadas con una floración de, al menos, 20 flores por 100 nudos, lo que significa que el caso expuesto para la mandarina Satsuma no era de alternancia de cosechas propiamente dicho, pero sí demostraba que el rayado de ramas puede aumentar la floración.

Los mismos autores (Agustí *et al.*, 1992), también consiguieron resultados relevantes en el naranjo dulce 'Salustiana', un cultivar que en las condiciones de Clima Mediterráneo puede alternar considerablemente la cosecha. En él, el rayado de ramas a finales de agosto aumentó la floración de 2 a 21 flores por 100 nudos (Figura 6B). Por tanto, si el umbral de flores para una buena producción es de 20 flores por 100 nudos, la floración era la décima parte de la necesaria, y el rayado consiguió elevarla hasta el umbral óptimo.

No obstante, experimentos llevados a cabo con cultivares altamente alternantes, como la mandarina 'Murcott', revelan que el rayado de ramas tiene poco efecto en presencia del fruto (Goldschmidt *et al.*, 1985).

### 3.2. Aplicación de inhibidores de la síntesis de giberelinas

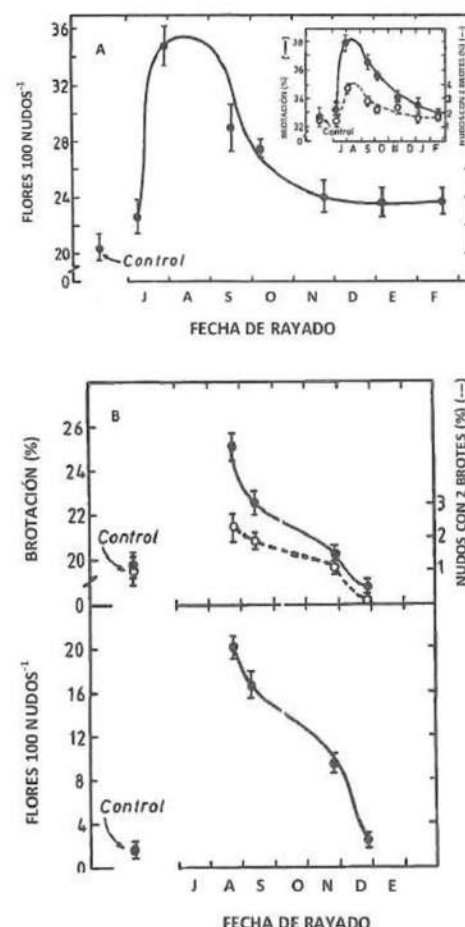
De acuerdo con lo descrito más arriba (ver apt. 1), la posibilidad de que las giberelinas endógenas sintetizadas por el fruto fueran responsables de la ausencia de floración en las variedades alternantes de cítricos, abrió la puerta al estudio de la inhibición de su síntesis como técnica

para impedirlo. Desde finales del S. XX, los inhibidores de la síntesis de giberelinas (paclobutrazol, prohexadiona-calcio, cycocel, etc) se han utilizado, de modo experimental, para provocar la floración de variedades alternantes tras un año de elevada cosecha (Monselise y Halevy, 1964). Los resultados, sin embargo, no han sido del todo satisfactorios y, en muchos casos, erráticos sin conocer bien las razones (Martínez-Fuentes *et al.*, 2004).

Nuestros experimentos, llevados a cabo con variedades cultivadas en el este (costa mediterránea) y sur (costa atlántica) de España, indican que la aplicación de paclobutrazol (Tablas 1 y 2) durante el periodo de inducción floral (noviembre) o de diferenciación floral (febrero), aumenta significativamente la floración de los mandarinos 'Moncada', 'Nadorcott', 'Hernandina' y de los naranjos dulces 'Salustiana' y 'Navelina' (Martínez-Fuentes *et al.*, 2013). El incremento registrado osciló entre 1.4 y 2.8 veces la floración de los árboles sin tratar, dependiendo de los años, de la concentración, el modo de aplicación (foliar o al suelo) y de la variedad. La aplicación de cycocel (1000 mg l<sup>-1</sup>) no tuvo ningún efecto sobre la floración en ninguno de los experimentos realizados.

Pero, como en el caso del rayado de ramas, el factor determinante sobre la eficacia de los tratamientos fue la cuantía de la cosecha en el momento de la aplicación. Así, en los árboles con una cosecha elevada el tratamiento fue ineficaz, independientemente de la concentración aplicada (1, 10 ó 15 g árbol<sup>-1</sup>), la época de aplicación (antes de o durante la inducción floral, o durante la diferenciación floral), y el modo de aplicación (foliar o al suelo).

La eficacia del tratamiento disminuyó exponencialmente con la cuantía de la



**Figura 6.** Efecto de la fecha de rayado de ramas sobre el número de flores y la brotación en la mandarina Satsuma/citrango Carrizo (A) y el naranjo dulce 'Salustiana'/citrango Carrizo (B). Obsérvese el paralelismo entre la intensidad de floración y la brotación en ambas especies. Las barras verticales indican el error estándar. (Fuente: Agustí *et al.*, 1992).

cosecha [ $y=a + \ln(x)^2$ ] hasta un valor umbral a partir del cual fue nula. Este valor varió en función de la variedad, encontrándose en 90 kg árbol<sup>-1</sup> en el mandarino 'Moncada' (datos no mostrados), 100 kg árbol<sup>-1</sup> en el naranjo 'Salustiana' y 125 kg árbol<sup>-1</sup> en el mandarino 'Nadorcott' (Figura 7, pag. 426).

**Tabla 1.** Efecto del paclobutrazol (PBZ) aplicado al suelo (1g árbol<sup>-1</sup>) sobre la brotación y floración del naranjo dulce 'Salustiana'/c. Carrizo y 'Navelina'/c. Carrizo, del mandarino clementino 'Hernandina'/c. Carrizo y de los mandarino híbridos 'Nadorcott'/citrumelo y 'Moncada'/c. Carrizo. El tratamiento se realizó durante el periodo de inducción floral (20-25 de noviembre). Los datos están expresados por 100 nudos, y representan la media de 6-10 árboles por cultivar. Letras diferentes para cada cultivar indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ). CT: árboles control; PBZ: árboles tratados; l: campo l.

| Cultivar     | Flores |      | Nudos brotados |     | Brotos florales sin hojas |       |                |      | Brotos florales con hojas |       |                |       | Brotos vegetativos |      |
|--------------|--------|------|----------------|-----|---------------------------|-------|----------------|------|---------------------------|-------|----------------|-------|--------------------|------|
|              | CT     | PBZ  | CT             | PBZ | Flor solitaria            |       | Inflorescencia |      | Flor solitaria            |       | Inflorescencia |       | CT                 | PBZ  |
| Salustiana l | 6a     | 17b  | 15a            | 23b | 2.5                       | 3.8   | 0.1a           | 1.0b | 1.5a                      | 3.3b  | 0.6            | 2.0   | 14.1               | 13.6 |
| Navelina     | 32a    | 55b  | 20a            | 25b | 2.7                       | 4.2   | 2.2a           | 5.1b | 2.5                       | 2.0   | 4.4            | 6.8   | 8.9                | 7.3  |
| Hernandina l | 41a    | 71b  | 32a            | 40b | 14.1a                     | 27.8b | 1.0a           | 5.5b | 7.9                       | 7.5   | 2.1a           | 6.3b  | 13.2b              | 9.6a |
| Nadorcott    | 92a    | 206b | 47a            | 63b | 26.4a                     | 78.1b | 3.0a           | 7.4b | 13.9a                     | 20.1b | 11.1a          | 23.3b | 17.0b              | 7.6a |



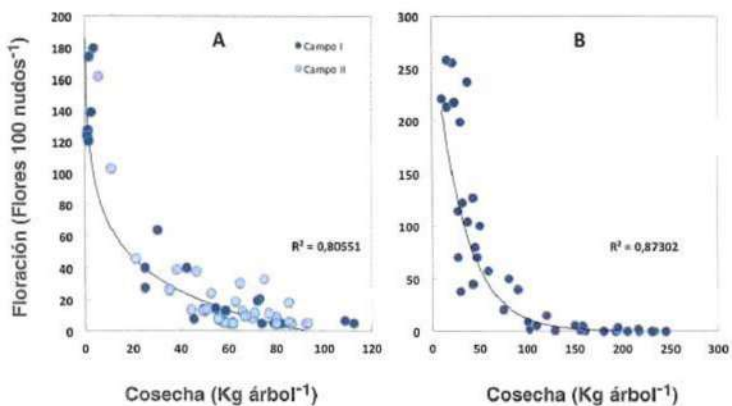


Figura 1. Influencia de la cosecha sobre la floración siguiente en los mandarinos 'Moncada'/citrange Carrizo (A) 'Nadorcott'/citrumelo (B).

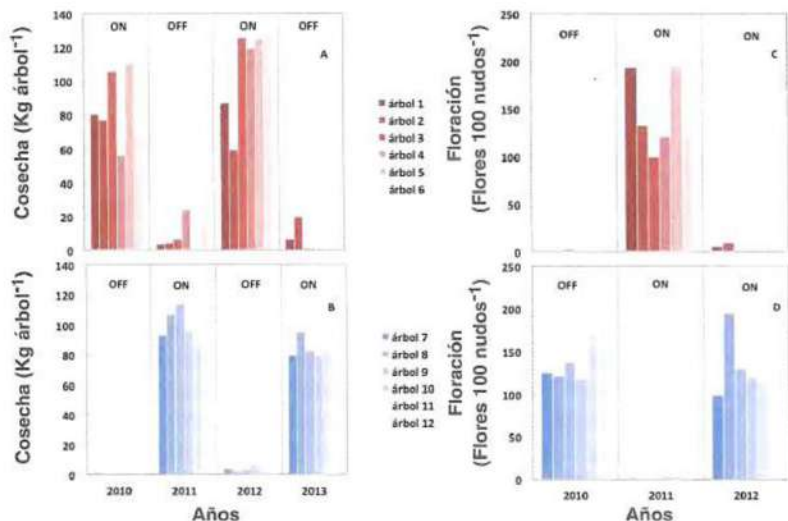


Figura 2. Evolución con los años de la cosecha (A y B) y su correspondiente floración (C y D) de 12 árboles de mandarina 'Moncada'/citrange Carrizo seleccionados en 2010 por presentar una producción elevada (A y C, árboles 1-6, rojo, ON) o nula (B y D, árboles 7-12, azul, OFF). La recolección y evaluación de la cosecha se realizó en el mes de febrero y la evaluación de la floración se realizó en el mes de marzo, en 4 ramas principales por árbol.

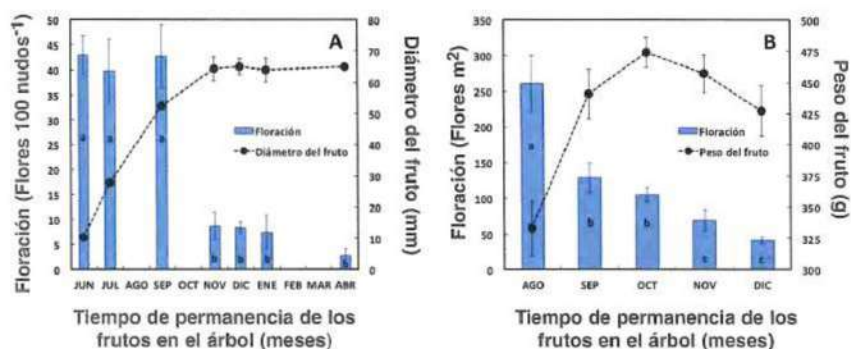


Figura 3.

Influencia del tiempo de permanencia del fruto sobre la intensidad de floración en el naranjo dulce 'Valencia'/citrange Carrizo, en condiciones de Clima Mediterráneo (Valencia, España, A), y sobre el pomelo 'Marsh'/limón rugoso en condiciones de Clima Tropical (Isla de Juventud, Cuba, B). Cada punto indica la fecha hasta la que se mantuvieron los frutos en el árbol, de modo que cuando persistieron hasta el momento en el que el fruto adquirió su máximo tamaño y cambió de color, la floración de la primavera siguiente se redujo significativamente. Cada valor es la media de 10 (A) y 25 (B) árboles. Las barras verticales indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) (Fuente: Betancourt *et al.*, 2008; Martínez- Fuentes *et al.*, 2010).

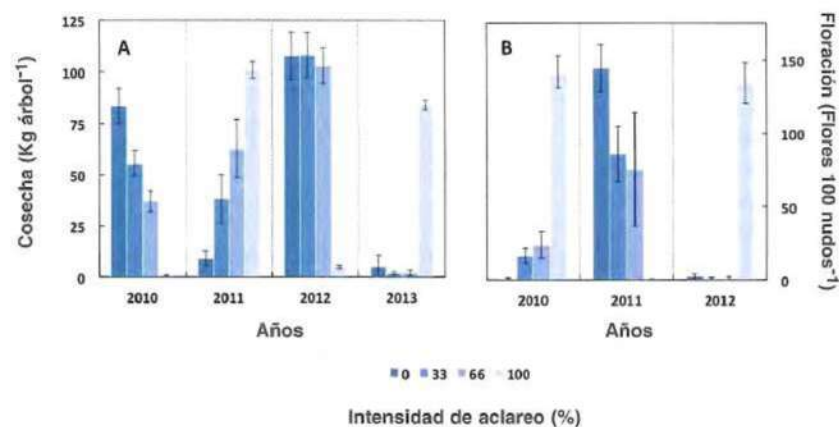


Figura 4.

Influencia de la intensidad de aclareo de frutos, 0, 33, 66 y 100%, en la evolución de la cosecha (A) y de la floración (B) del mandarina 'Moncada'/citrange Carrizo a lo largo de 4 años consecutivos. Los frutos se eliminaron en julio de 2009. Cada recolección se evaluó en febrero y cada la floración en marzo. Cada valor es la media de 6 árboles. Las barras verticales indican el error estándar.

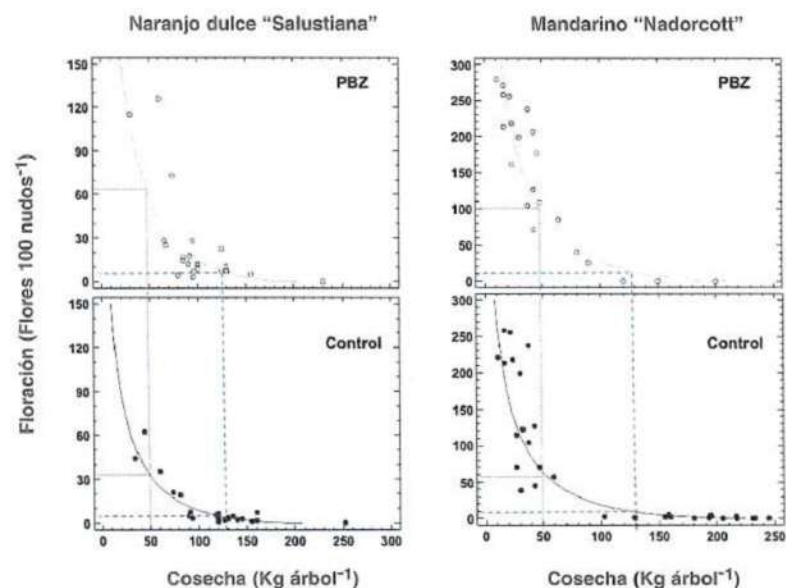


Figura 5.

Relación entre la cuantía de la cosecha y la floración de árboles control y tratados con paclobutrazol (1000 mg l<sup>-1</sup>) durante el periodo de inducción floral. A: naranja dulce 'Salustiana'/citrange Carrizo; B: mandarina 'Nadorcott'/citrumelo. Las líneas indican, a modo de ejemplo, la floración para un nivel de cosecha de 50 y 130 kg árbol<sup>-1</sup>. (Fuente: Martínez-Fuentes *et al.* 2013)



**Tabla 2.** Efecto del paclobutrazol (PBZ) aplicado a la copa ( $2500 \text{ mg l}^{-1} \approx 15 \text{ g árbol}^{-1}$ ) sobre la brotación y floración del naranjo dulce 'Salustiana'/c. Carrizo, del mandarino clementino 'Hernandina'/c. Carrizo y del mandarino híbrido 'Moncada'/c. Carrizo. El tratamiento se realizó durante el periodo de inducción floral (20-25 de noviembre). Los datos están expresados por 100 nudos, y representan la media de 6-10 árboles por cultivar. Letras diferentes para cada cultivar indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ). CT: árboles control; PBZ: árboles tratados; II: campo II.

| Cultivar      | Flores |      | Nudos brotados |     | Brotos florales sin hojas |       |                |       | Brotos florales con hojas |       |                |      | Brotos vegetativos |      |
|---------------|--------|------|----------------|-----|---------------------------|-------|----------------|-------|---------------------------|-------|----------------|------|--------------------|------|
|               | CT     | PBZ  | CT             | PBZ | Flor solitaria            |       | Inflorescencia |       | Flor solitaria            |       | Inflorescencia |      | CT                 | PBZ  |
| Salustiana II | 55a    | 92b  | 19a            | 35b | 4.5a                      | 9.8b  | 6.2a           | 15.1b | 1.0                       | 0.9   | 5.6            | 5.7  | 3.8b               | 0.8a |
| Hernandina II | 59a    | 122b | 32a            | 59b | 44.7a                     | 73.6b | 1.2a           | 4.3b  | 30.2b                     | 13.8a | 12.9           | 11.1 | 6.2b               | 2.1a |
| Moncada       | 91a    | 128b | 54a            | 96b | 52.0a                     | 75.1b | 16.0           | 14.0  | 13.1b                     | 3.0a  | 12.2b          | 3.1a | 9.0b               | 5.1a |

En árboles del naranjo dulce 'Salustiana' con intensidad de cosecha intermedia ( $70 \text{ kg árbol}^{-1}$ ) la aplicación de  $2500 \text{ mg l}^{-1}$  de paclobutrazol durante la inducción floral incrementó la floración un 123% respecto de los árboles control (Figura 8). El tratamiento incrementó el porcentaje de nudos brotados, el número de inflorescencias sin hojas y el número de flores por inflorescencia, y redujo el de brotes vegetativos. El estudio de la expresión en las hojas de los genes reguladores de la floración, reveló que el tratamiento con paclobutrazol incrementó la expresión del los genes *CiFT* (Figura 6) y *LFY*, genes reguladores de la inducción y diferenciación floral, respectivamente (ver Figura 4). Por tanto, la aplicación de paclobutrazol durante la inducción o diferenciación floral aumenta la floración en árboles de mandarino y naranjo con media o baja cosecha, pero la presencia de un elevado número de frutos (años *on*) anula la respuesta.

Este comportamiento se entiende al estudiar la influencia del fruto sobre la expresión de los genes promotores de la floración, y particularmente la del gen *CiFT*, responsable de la inducción floral, que se muestra intensamente reprimida por la presencia del fruto. Ello sugiere que la aplicación exógena de retardadores del desarrollo podría modular la expresión de aquellos genes que, de modo natural, ha sido iniciada en árboles capaces de florecer, pero no la de los que de modo natural está reprimida por la presencia del fruto. El mecanismo a través del cual el fruto regula la represión de estos genes se halla actualmente en estudio.

### 3.3. El estrés hídrico

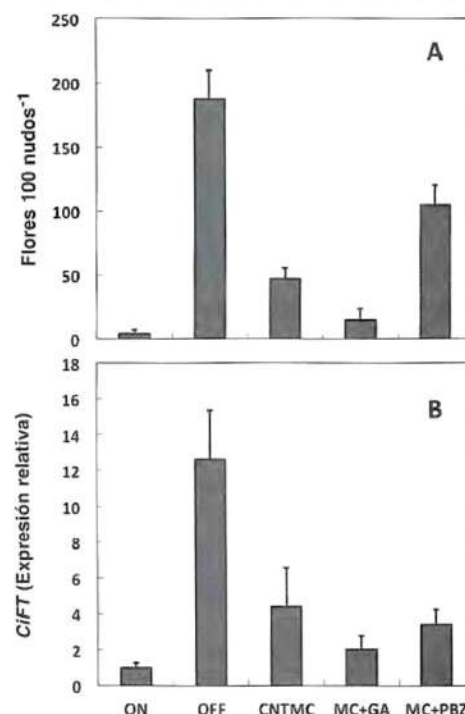
En los cítricos, el estrés hídrico, severo o moderado, promueve la inducción floral. En condiciones de Clima Tropical, en las que la temperatura no desciende a

los niveles que se consideran promotores de la inducción floral en zonas de clima templado, ésta es la causa de que florezcan. El estrés hídrico dura escasamente unos días, es suficiente para producir flores. Como se puede comprender, el fenómeno se repite sistemáticamente con el tiempo y aunque hay unos periodos de mayor duración del estrés (épocas secas) y, por tanto, de mayor respuesta floracional, la aparición de flores es casi diaria (Ordúz-Rodríguez y Fischer, 2007; Ordúz-Rodríguez y Garzón, 2012). La cosecha, por tanto, se acumula, también, en unos periodos mejor definidos, pero es posible ver frutos en diferentes estados de desarrollo en cualquier época del año. Naturalmente, en estas condiciones los árboles no se riegan porque la pluviometría es muy alta y prácticamente diaria.

Así se entiende que en zonas de Clima Templado aparezcan, en ocasiones, floraciones extemporáneas, generalmente a principios del verano y en plantaciones con riego por inundación. Ello se debe a breves periodos de estrés hídrico producidos por las altas temperaturas estivales de modo que al romperse el estrés la planta brota y florece.

En estas zonas, en las que sin riego es imposible el cultivo de cítricos, también se puede provocar la floración imitando un estrés natural como el descrito. Éste debe estar, naturalmente, programado y controlado, y la respuesta depende marcadamente de la especie. Así, mientras en el limonero se ha llegado a aplicar de modo comercial (es el caso del método Verdelli para promover una floración extemporánea para producir dos cosechas en un año), en el naranjo dulce y en los mandarinos la cosecha que se obtiene es comercialmente rechazable.

Chica y Albrigo (2013) han relacionado el estrés hídrico con la expresión de



**Figura 8.** Efecto de la cuantía de la cosecha, la aplicación de  $\text{GA}_3$  ( $40 \text{ mg l}^{-1}$ ) y PBZ ( $2500 \text{ mg l}^{-1}$ ) sobre la floración (A) y la expresión del gen *CiFT* en hojas (B) del naranjo dulce 'Salustiana'/citrango Carrizo. ON: cosecha  $> 150 \text{ kg árbol}^{-1}$ ; OFF cosecha  $< 15 \text{ kg árbol}^{-1}$ ; MC: cosecha de  $70 \text{ kg árbol}^{-1}$ . Los tratamientos se aplicaron en el mes de diciembre y la expresión del gen *CiFT* se evaluó a las 96 h; ésta se muestra en el gráfico en relación a la expresión observada en los árboles *on*, a la que se le asigna arbitrariamente el valor 1.

los genes responsables de la inducción y la diferenciación floral. Su trabajo concluye que la exposición al estrés promueve la expresión del gen *CsFT*, mientras que la de los genes *CsAP1* y *CsFLY* se reduce. Pero cuando se rompe el estrés con el riego la expresión del gen *CsFT* regresa a los valores anteriores al estrés y la de los genes *CsAP1* y *CsFLY* aumenta. Es decir, el estrés promueve la inducción floral y la rotura del mismo promueve la diferenciación de las flores.



En nuestros experimentos, la aplicación foliar de una solución de polietilén-glicol (PEG) de 600, 2000 y 3500 g mol<sup>-1</sup>, a una concentración del 5%, a plantas de mandarino clementino de 5 años de edad cultivadas en maceta, formó una película densa sobre la superficie de la hoja que redujo significativamente su potencial hídrico durante 48 h. El PEG-3500 fue el tratamiento más eficaz, mostrando las hojas síntomas visibles de estrés mientras duró el tratamiento. Su estado hídrico se recuperó tras un lavado con agua.

La aplicación de PEG-3500 (5%) durante el periodo de inducción floral (noviembre) a árboles *on* (130 kg árbol<sup>-1</sup>) de naranjo 'Salustiana' incrementó la intensidad de floración de la primavera siguiente de 3 a 11 flores por 100 nudos. Como se precisan floraciones de, al menos, 20 flores por 100 nudos para la obtención de una buena cosecha (ver apt. 3.1), este leve, aunque significativo, incremento de floración resultó insuficiente para incrementarla. La repetición del tratamiento a los 15 días no produjo ningún efecto adicional, así como el incremento de la concentración hasta el 15%. En el mandarino 'Moncada' la aplicación de PEG-3500 al 5% ó 15% a árboles *on* (80 kg árbol<sup>-1</sup>) durante la época de inducción floral, no tuvo ningún efecto sobre la floración de la primavera siguiente. La modificación de la época de aplicación (febrero) tampoco resultó eficaz. Es más, en este mandarino, la aplicación combinada de PEG-3500 (15%) y prohexadiona-calcio (2000 mg l<sup>-1</sup>), un inhibidor de la síntesis de giberelinas, tampoco incrementó la floración de los árboles *on*.

También en este caso, como ocurre con el rayado de ramas (ver apt. 3.1) o la aplicación de inhibidores de la síntesis de giberelinas (ver apt. 3.2.), la presencia del fruto anula la respuesta del tratamiento realizado para promover la floración.

#### 4. Conclusiones

En los cítricos, la alternancia de cosechas es consecuencia de la presencia del fruto. Éste es capaz de reprimir la expresión de los genes responsables de la inducción (*CiFT*) y la diferenciación floral (*CsAP1*; *CsLFY*) por un mecanismo todavía desconocido. Iniciar la expresión

de un gen reprimido por medio de técnicas de cultivo es, por el momento, imposible. Tan solo algunos tratamientos capaces de promover la brotación, sea la de otoño, sobre la que apoya la de primavera, sea la de primavera, que trae las flores, han dado lugar a incrementos significativos de la floración en condiciones de cosecha intermedia o baja. Pero la presencia de un número elevado de frutos en el árbol anula su respuesta. Resulta imprescindible seguir investigando en el proceso de la floración de las especies leñosas para resolver el problema de la alternancia de cosechas que muchas de ellas presentan.

#### Agradecimientos

Los autores quieren destacar que parte de los experimentos de este artículo han sido financiados por el INIA (Proyecto RTA2009-00147-C02-00) y a través de un convenio de colaboración con Agrimarba S.A., a quien agradecemos su asistencia técnica. D. Miguel Martínez (ANECOOP S. Coop) y D. E. Tamarit prestaron sus fincas para la realización de algunos experimentos, por lo que también agradecemos su colaboración.

#### 5. Bibliografía

Agustí, M. 1980. Biología y control de la floración en el género *Citrus*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia. España.

Agustí, M., García-Marí, F., y Guardiola, J. L. 1982. The influence of flowering intensity on the shedding of reproductive structures in sweet orange. *Scientia Horticulturae*, 17: 343-352.

Agustí, M., Almela, V., y Pons, J. 1992. Effects of girdling on alternate bearing in *Citrus*. *Journal of Horticultural Science*, 67: 203-210.

Becerra, S., y Guardiola J. L. 1984. Inter-relationship between flowering and fruiting in sweet orange, cultivar Navelina. 5th Proc. *International Citrus Congress*, Sao Paulo, Brazil, 1: 190-194.

Betancourt, M., Martínez-Fuentes, A., García, M.E., Mesejo, C., Sánchez, C.D., Núñez, M., Reig, C. y Agustí, M. 2008. The influence of fruit load on flowering intensity of grapefruit (*Citrus paradisi* Mact.) under tropical climatic conditions. *Proceedings of the International Society of Citriculture*, Abstract: 203.

Chica, E., y Albrigo, L.G. 2013. Expression of flower promoting genes in sweet orange during floral inductive water deficits. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 138: 88-94.

Davies, L.D. 1957. Flowering and alternate bearing. *Proceeding of the American Society for Horticultural Science*, 70: 545-556.

Erner, Y. 1988. Effects of girdling on the differentiation of inflorescence types and fruit set in 'Shamouti' orange trees. *Israel Journal of Botany*, 37: 173-80.

Furr, J.R., y Armstrong, W.W. 1956. Flower induction in Marsh grapefruit in the Coachella Valley. California. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 67: 176-182.

Gambetta, G., Martínez-Fuentes, A., Bentancur, O.,

Mesejo, C., Reig, C., Gravina, A., y Agustí, M. 2012. Hormonal and Nutritional Changes in the Flavedo Regulating Rind Color Development in Sweet Orange [*Citrus sinensis* (L.) Osb.]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31: 273-282.

García-Luis, A., Almela, V., Monerri, C., Agustí, M., y Guardiola, J.L. 1986. Inhibition of flowering in vivo by existing fruits and applied growth regulators in *Citrus unshiu*. *Physiologia Plantarum*, 66: 515-520.

Goldschmidt, E.E., Aschkenazi, N., Herzano, Y., Schaffer, A.A., y Monselise, S.P. 1985. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in citrus. *Scientia Horticulturae*, 26: 159-166.

Guardiola, J.L., Monerri, C., y Agustí M. 1982. The inhibitory effect of gibberellic acid on flowering in citrus. *Physiologia Plantarum*, 55: 136-142.

Guardiola, J. L., García-Marí, F., y Agustí, M. 1984. Competition and fruit set in the Washington navel orange. *Physiologia Plantarum*, 62: 297-302.

Jonkers, H. 1979. Biennial bearing in apple and pear: a literature survey. *Science Horticulturae-Amsterdam*, 11: 303-317.

Martínez-Fuentes, A., Mesejo, C., Juan, M., Almela, V., y Agustí, M. 2004. Restrictions on the exogenous control of flowering in citrus. *Acta Horticulturae*, 632, 91-98.

Martínez-Fuentes, A., Mesejo, C., Muñoz-Fambuena, N., Reig, C., González-Mas, M. C., Iglesias, D. J., Primo-Millo E., y Agustí, M. 2013. Fruit load restricts the flowering promotion effect of paclobutrazol in alternate bearing *Citrus* spp. *Scientia Horticulturae*, 151: 122-127.

Martínez-Fuentes, A., Mesejo, C., Reig, C., y Agustí, M. 2010. Timing of the inhibitory effect of fruit on return bloom of 'Valencia' sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90: 1936-1943.

Monselise, S.P., y Goldschmidt, E.E. 1982. Alternating bearing in fruit trees. *Horticultural reviews*, 4: 128-73.

Monselise, S.P., Goldschmidt, E.E., y Golomb, A. 1981. Alternate bearing in citrus and ways of control. *Proceedings of the International Society of Citriculture*, 1: 232-242.

Monselise, S.P., y Halevy, A.H. 1964. Chemical inhibition and promotion of citrus flower bud induction. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 84: 141-146.

Moss, G.I., Bevington, K.B., Gallasch, P.T., El-Zeftawi, B.M., Thornton, I.R., Bacon P., Freeman B.B. 1977. Methods to control alternate cropping of 'Valencia' orange trees in Australia. *International Citrus Congress*, Florida USA, 2: 704-708.

Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., González-Mas, M.C., Primo-Millo, E., Agustí, M., y Iglesias, D.J. 2011. Fruit regulates seasonal expression of flowering genes in alternate bearing 'Moncada' mandarin. *Annals of Botany*, 108: 511-519.

Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., González-Mas, M. C., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., y Agustí, M. 2012a. Gibberellic acid reduces flowering intensity in sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] by repressing *CiFT* gene expression. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31: 529-536.

Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., González-Mas, M. C., Primo-Millo, E., Agustí, M., y Iglesias, D. J. 2012b. Fruit load modulates flowering-related gene expression in buds of alternate-bearing 'Moncada' mandarin. *Annals of Botany*, 110: 1109-1118.

Orduz-Rodríguez, J.O., y Fischer, G. 2007. Balance hídrico e influencia del estrés hídrico en la inducción y desarrollo floral de la mandarina 'Arrayana' en el piedemonte llanero de Colombia. *Agronomía Colombiana*, 25: 255-263.

Orduz-Rodríguez, J. O., y Garzón, D. L. 2012. Alternancia de la producción y comportamiento fenológico de la naranja 'Valencia' (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck) en el trópico bajo húmedo de Colombia. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 13: 136-144.